11 月 November
2020, 63(11): 1399 – 1410
昆 虫 学 报
ACTA ENTOMOLOGICA SINICA
http: // www. insect. org. cn
doi: 10. 16380/j. kcxb. 2020. 11. 012

昆虫离子型受体及其功能研究进展

郭金梦, 董双林*

(南京农业大学植物保护学院, 南京 210095)

摘要: 昆虫是地球上最大的动物类群,在长期的进化过程中形成了复杂的感受系统,其中以化学感受(嗅觉和味觉)最为重要。气味受体(odorant receptor, OR)和味觉受体(gustatory receptor, GR)分别在嗅觉和味觉中起关键作用,但近年发现离子型受体(ionotropic receptor, IR)也在一些化学感受中发挥作用,有些 IR 还参与温度和湿度等非化学感受。IR 家族由离子型谷氨酸受体(ionotropic glutamate receptor, iGluR)进化而来,具有典型的 3 个跨膜结构域;与 OR 相似,每个 IR 至少需要一个共受体(co-receptor)才能发挥功能,现已发现 4 个 IR 共受体(IR8a, IR25a, IR76b 和 IR93a);两个或多个 IR 可以共表达于同一个嗅觉神经元,IR 间的不同组合导致神经元不同的气味反应谱。一种昆虫通常含有几个到上百个不等的 IR,其中部分 IR 为触角特异表达,但绝大多数 IR 的功能及其作用机制仍不清楚。本文综述了 IR 的结构和进化以及昆虫 IR 基因鉴定、表达和功能等方面的研究进展,以期为深入研究昆虫 IR 的功能、作用机制及在害虫防治中的应用提供参考。

关键词: 昆虫; 化学感受; 离子型受体; 感器; 嗅觉; 味觉

中图分类号: Q966　　**文献标识码:** A　　**文章编号:** 0454-6296(2020)11-1399-12

Research progress in ionotropic receptors and their functions in insects

GUO Jin-Meng, DONG Shuang-Lin* (College of Plant Protection, Nanjing Agricultural University, Nanjing 210095, China)

Abstract: As the largest group in the animal kingdom, insects have evolved complex sensory systems in response to various environmental stimuli, in which the chemosensation (olfaction and gustation) is the most important. The odorant receptors (ORs) and gustatory receptors (GRs) play a key role in olfaction and gustation, respectively. However, in recent years, it has been found that ionotropic receptors (IRs) are also involved in chemosensation as well as non-chemosensation such as sensation of temperature and humidity. The IR family is evolved from ionotropic glutamate receptors (iGluRs) which contain three typical transmembrane domains. Similar to ORs, each IR needs to be co-expressed with at least one of the four identified co-receptors (IR8a, IR25a, IR76b and IR93a) for its normal function. Two or more IRs can be co-expressed in a same olfactory neuron, and different IR combinations lead to their different response profiles in neurons. One insect species usually contains several to over one hundred IRs, with some IRs showing antennae-specific expression patterns, but most IRs remaining unknown in the function and the mechanism of action. In this article, the research advances in the structure and evolution of IRs, and the identification, expression and function of IR genes in insects were reviewed, hoping to provide some references for the further studies on the function and mechanisms of action of IRs, and the potential use of insect IRs as targets in pest control.

Key words: Insect; chemosensation; ionotropic receptor; sensilla; olfaction; gustation

基金项目: 国家自然科学基金项目(31672350, 31872300)
作者简介: 郭金梦, 女, 1992 年 4 月生, 山东泰安人, 博士研究生, 研究方向为昆虫生理生化与分子生物学, E-mail: qdguojinmeng@163.com
* 通讯作者 Corresponding author, E-mail: sldong@njau.edu.cn
收稿日期 Received: 2020-04-26; 接受日期 Accepted: 2020-07-08

昆虫化学感受(包括味觉和嗅觉)在昆虫觅食、寻找配偶和选择产卵部位以及躲避天敌等行为中起到重要的作用(Hansson and Stensmyr, 2011)。已知的昆虫化学感受相关蛋白主要包括气味结合蛋白(odorant binding protein, OBP)、气味受体(odorant receptor, OR)、化学感受蛋白(chemosensory protein, CSP)、味觉受体(gustatory receptor, GR)、感觉神经元膜蛋白(sensory neuron membrane protein, SNMP)、离子型受体(ionotropic receptor, IR)和气味降解酶(odorant degrading enzyme, ODE)等(Eyun *et al.*, 2017)。

IR 由离子型谷氨酸受体(ionotropic glutamate receptor, iGluR)家族演化而来,是一类保守的配体门控离子通道(ligand-gated ion channel),在配体分子与其结合后通道打开,导致膜内外离子的流动从而产生膜电位。Benton 等(2009)基于生物信息学手段从黑腹果蝇 *Drosophila melanogaster* 基因组中鉴定了 61 个 IR,此后随着基因组和转录组测序技术的发展,其他很多种昆虫的 IR 也相继被鉴定。然而,有关 IR 的功能研究主要集中在果蝇,其他昆虫中很少报道。早期研究证实,昆虫 IR 是酸、胺等挥发性物质的受体,但近年发现 IR 还可以感知其他气味物质,并参与包括味觉、温度感受和湿度感受等嗅觉以外的感受。本文从结构、进化、基因鉴定、感器和组织表达谱以及功能等方面,综述了昆虫 IR 的研究进展,以期为深入研究昆虫 IR 的功能、作用机制及在害虫防治中的应用提供参考。

1 IR 的结构特征及进化

1.1 IR 的结构特征

根据序列特征、组织表达谱和系统发育关系,IR 分为两个亚家族:触角 IR(antennal IR)和趋异 IR(divergent IR)(Croset *et al.*, 2010)。触角 IR 主要或仅在触角中表达(Croset *et al.*, 2010);趋异 IR 主要在触角以外的组织中表达,在种内和种间的保守性均较低。基于 Clustal Omega 多序列比对分析表明,果蝇中 42 个趋异 IR(Croset *et al.*, 2010)间的氨基酸序列一致性低于 55.48%, 42 个果蝇趋异 IR 与 18 个棉铃虫 *Helicoverpa armigera* 趋异 IR(Liu *et al.*, 2018)间的氨基酸序列一致性低于 24.48%。每个 IR 至少需要一个共受体(co-receptor)才能发挥功能,IR 共受体类似于嗅觉共受体(odorant receptor co-receptor, Orco),只能和 IR 共表达来行使功能;迄今发现 4 个 IR 共受体(IR8a, IR25a, IR76b 和 IR93a),在种间比较保守(Benton *et al.*, 2009; Silbering *et al.*, 2011; Ai *et al.*, 2013)。

IR 由 iGluR 进化而来,两者结构类似。IR 的结构包括胞外的 N 端(N)和由 S1 与 S2 组成的配体结合域(ligand-binding domain, LBD), 3 个跨膜结构域(TM1 – TM3),离子通道孔(P),以及胞内 C 端(C)。在果蝇的 66 个 IR 中,共受体 IR8a 和 IR25a 与 iGluR 相同,其 N 端还有一个氨基端结构域(amino-terminal domain, ATD); IR21a, IR40a, IR64a 和 IR93a 的 N 端较长(约 400 个氨基酸),但与 ATD 的相似性极低;其他 IR 的 N 末端很短(约 200个氨基酸),缺少 ATD 序列(图 1)。果蝇 66 个 IR 间氨基酸序列的一致性约为 10% ~70%,因此不同 IR 可能具有不同的功能特点(Benton *et al.*, 2009; Rytz *et al.*, 2013)。

与另外两类化感受体 OR 和 GR 相比,IR 有以下特点:(1)基因数目较少,通常低于相应物种中 OR 和 GR 的数目(一些蜚蠊目昆虫除外);(2)跨膜结构域较少,只有 3 个,而 OR 和 GR 通常有 7 个;(3)开放阅读框较长,多于 500 个甚至高达 900 多个氨基酸(Liu *et al.*, 2018),但 OR 和 GR 一般少于 500 个氨基酸。

1.2 IR 的进化及起源

基因复制是物种获得新基因的主要途径,不仅导致物种间基因数量的变异,还促进了新种的形成。通过非等位基因同源重组形成的基因复制,是 IR 等大多数化感受体基因扩增的普遍机制。研究发现,鳞翅目 IR 家族中发生了大量的基因复制事件,表现为多个基因在同一条染色体上紧密串联,并且几乎所有的触角 IR 都是单拷贝(Liu *et al.*, 2018)。此外,IR 的基因丢失和假基因化现象也被证实(Croset *et al.*, 2010)。

比较基因组学研究可以揭示 IR 的起源。分析发现,IR 存在于所有被研究的原口动物,包括蜕皮动物(例如线虫和节肢动物)和冠轮动物(例如软体动物和环节动物),但在后口动物、刺胞动物门和扁盘动物门中不存在(Croset *et al.*, 2010; Rytz *et al.*, 2013)。不同物种中 IR 的数目差异很大,从秀丽隐杆线虫 *Caenorhabditis elegans* 中的 3 个到甲壳动物淡水枝角水蚤 *Daphnia pulex* 中的 85 个(Rytz *et al.*, 2013)以及德国小蠊 *Blattella germanica* 中的 800 多个(Robertson *et al.*, 2018a)。iGluR 广泛存在于真核生物包括所有被分析的后生动物(Metazoa)中,而

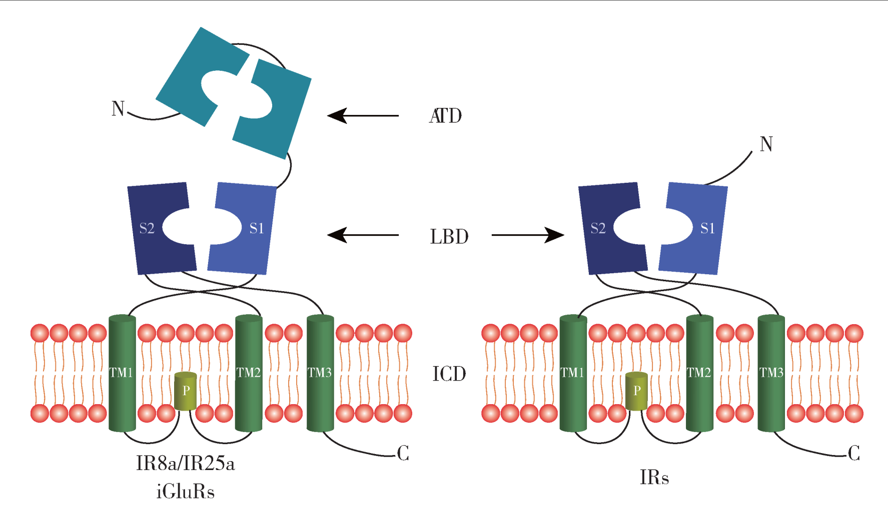


图 1　iGluR 和 IR 的分子结构模式图(仿 Rytz *et al*., 2013)

Fig. 1　Molecular structure of iGluR and IR (adapted from Rytz *et al*., 2013)

iGluR：离子型谷氨酸受体 Ionotropic glutamate receptor；IR：离子型受体 Ionotropic receptor；ATD：氨基端结构域 Amino-terminal domain；LBD：配体结合域 Ligand-binding domain；ICD：离子通道结构域 Ion channel domain；S1，S2：配体结合域 Ligand-binding domains；TM：跨膜结构域 Transmembrane domain；P：离子通道孔 Ion channel pore.

IR25a 是与 iGluR 序列最相似的 IR，并且在原口动物中高度保守，推测其可能是 IR 家族中最古老的成员(Croset *et al*., 2010)。

早期研究认为，*IR40a*，*IR21a*，*IR76b* 和 *IR8a* 为昆虫特有(Croset *et al*., 2010)，但后来的研究发现，这些所谓的"昆虫特异性"触角 IR 的同源基因也存在于昆虫以外的动物中(Eyun *et al*., 2017)。如蜈蚣 *Strigamia maritima* 中有 *IR8a* 和 *IR40a*(Chipman *et al*., 2014)，蜘蛛 *Dysdera silvatica* 中有 *IR21a* 和 *IR40a*(Vizueta *et al*., 2017)，真宽水蚤 *Eurytemora affinis* 和智利鱼虱 *Caligus rogercresseyi* 中有 *IR8a* 和 *IR21a*，鲤锚头蚤 *Lernaea cyprinacea* 中有 *IR76b*(Eyun *et al*., 2017)。利用 PhyML 软件采用最大似然法，我们对上述智利鱼虱、真宽水蚤、鲤锚头蚤和蜈蚣 *S. maritima* 4 种非昆虫动物(根据文献未找到蜘蛛的相应序列)及 6 种昆虫的同源基因的氨基酸序列进行了进化分析，发现所有昆虫的同源基因聚在一起，而其他动物的聚在一起，与其系统亲缘关系相一致(图 2)。这类基因的进化及其功能分化值得深入研究。

2　昆虫 IR 的鉴定

随着测序技术和生物信息学工具的快速发展，越来越多的昆虫 IR 得以鉴定，这些昆虫涉及鞘翅目、鳞翅目、双翅目以及膜翅目等至少 11 个目 160 多种。表 1 列出了基于基因组数据鉴定的 67 种昆虫的 IR 的数量。在这些 IR 中，只有黑腹果蝇等个别昆虫的部分 IR 的功能得到研究，涉及嗅觉、味觉、听觉及温湿度感受(详见下文"昆虫 IR 的功能")。另外，这些 IR 大多是基于基因组测序数据通过生物信息学分析所得，需要进一步进行克隆验证。从得到的基因组数据看，不同昆虫 IR 基因的数量不同，东方蜜蜂 *Apis cerana*、西方蜜蜂 *Apis mellifera* 只有 10 个 IR 基因，德国小蠊中达到惊人的 897 个，但其中 393 个是假基因。在目水平上，半翅目和膜翅目的 IR 数量较少(丽蝇蛹集金小蜂 *Nasonia vitripennis* 例外)，一般 20 个左右；鳞翅目 30～40 个左右；蜚蠊目最多，5 种昆虫中最少的也有 75 个；双翅目不同种昆虫的 IR 数量变化较大(表 1)。

3　昆虫 IR 基因的感器和组织表达谱

IR 基因在不同感器中的表达以果蝇中研究得最为清楚。果蝇成虫触角上着生有毛形感器(trichoid sensillum)、锥形感器(basiconic sensillum)和腔锥形感器(coeloconic sensillum)3 种感器；腔锥形感器又分为 4 个亚型(ac1 – ac4)，每个腔锥形感器含有 2～3 个嗅觉感觉神经元(olfactory sensory neuron，OSN)(Yao *et al*., 2005)。大量研究表明，果蝇触角表达有 16 个 IR，其中 10 个仅在腔锥形感器神经元中表达，它们单独或 2～3 个共表达于一个亚型中(Benton *et al*., 2009；Croset *et al*., 2010；Rytz *et al*., 2013)；4 个 IR 基因(*IR21a*，*IR40a*，*IR64a* 和 *IR93a*)不在腔锥形感器中表达，而在触角芒(arista)和感觉囊(sacculus)神经元中表达；另外

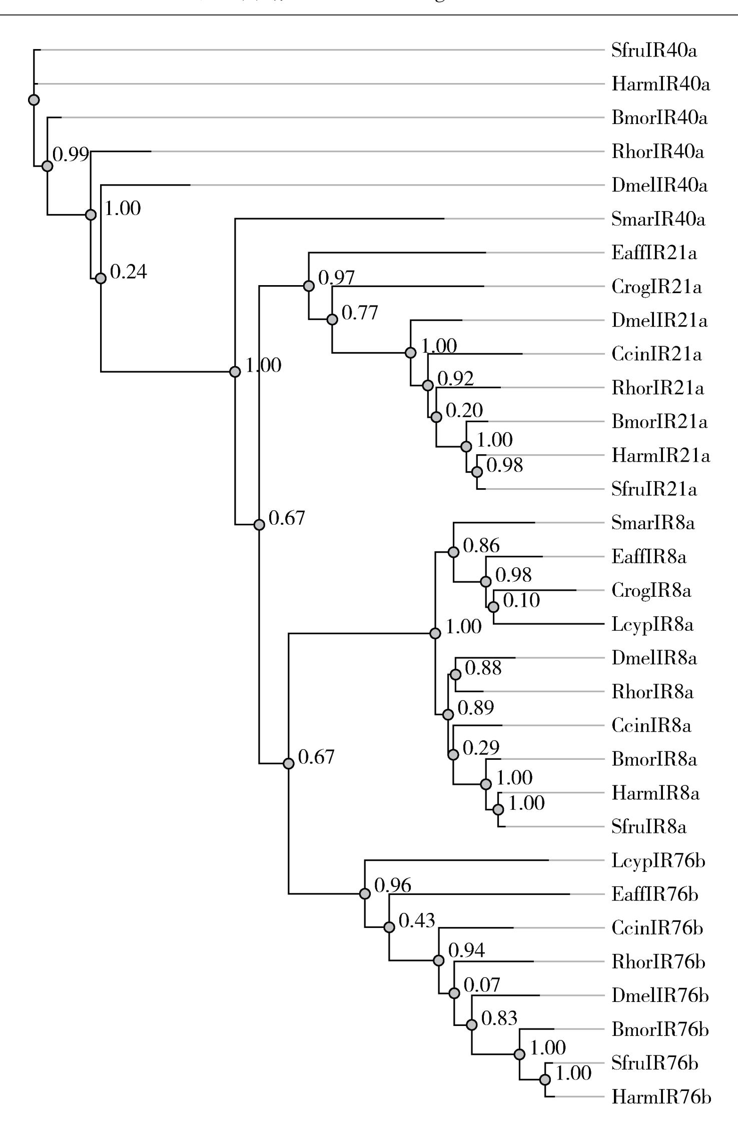


图 2 基于氨基酸序列最大似然法构建的不同物种的 IR8a, IR21a, IR40a 和 IR76b 的系统发育树

Fig. 2 Phylogenetic tree of IR8a, IR21a, IR40a and IR76b of different species constructed by maximum likelihood method based on their amino acid sequences

Crog: 智利鱼虱 *Caligus rogercresseyi* (Eyun *et al*., 2017); Bmor: 家蚕 *Bombyx mori* (Liu *et al*., 2018); Ccin: 麦茎蜂 *Cephus cinctus* (Robertson *et al*., 2018b); Dmel: 黑腹果蝇 *Drosophila melanogaster* (Benton *et al*., 2009); Eaff: 真宽水蚤 *Eurytemora affinis* (Eyun *et al*., 2017); Harm: 棉铃虫 *Helicoverpa armigera* (Liu *et al*., 2018); Lcyp: 鲤锚头蚤 *Lernaea cyprinacea* (Eyun *et al*., 2017); Rhor: 管纹艳虎天牛 *Rhaphuma horsfieldi* (Zhao *et al*., 2020); Sfru: 草地贪夜蛾 *Spodoptera frugiperda* (Gouin *et al*., 2017); Smar: 蜈蚣 *Strigamia maritime* (Chipman *et al*., 2014).

2 个共受体基因(*IR8a* 和 *IR25a*)在感觉囊和触角的很多腔锥形感器中广泛表达,*IR25a* 还在触角上的锥形感器和毛形感器中有微量表达(Benton *et al*., 2009; Abuin *et al*., 2011)。此外,在果蝇唇瓣中,*IR56a* 与 *GR66a* 在某些苦味感受的神经元中共表达,*GR5a*, *IR56b* 和 *IR56d* 在一些糖敏感的神经元中共表达(Koh *et al*., 2014)。在其他昆虫中,棉铃虫的 *IR8a* 和 *IR25a* 在成虫触角的腔锥形感器中表达(张夏瑄, 2018);中红侧沟茧蜂 *Microplitis mediator* 的 *IR8a* 则表达于具有嗅觉功能的板形感器内(Wang *et al*., 2016)。

触角 IR 基因主要在触角中表达,而趋异 IR 基因主要在触角以外的组织中表达。果蝇趋异 IR 基因中的 *IR*20 分支有 35 个 IR 基因,它们在唇瓣、足、咽和翅等不同的组织表达,其中 *IR47a*, *IR56a*, *IR56b*, *IR56d* 和 *IR94e* 在唇瓣中表达,*IR52a* 在翅和足中表达(Koh *et al*., 2014; He *et al*., 2019)。在亚洲小车蝗 *Oedaleus asiaticus* 中,*IR25a* 和 *IR76b* 在主要化感组织中高表达,*IR8a* 仅在触角、下唇、下颚须和腹部有少量表达,其他 3 个 IR 基因(*IR1*, *IR2* 和 *IR3*)在大多被测组织中都有较高的表达(Zhou *et al*., 2019)。在棉铃虫中,80% 以上的触角 IR 基因在触角中高表达(Liu *et al*., 2018)。在甜菜夜蛾 *Spodoptera exigua* 中,9 个 IR 基因主要在触角中表

表 1　基于基因组数据鉴定到的昆虫离子型受体（IR）的数量（截至 2020 年 3 月）

Table 1　Number of ionotropic receptors (IRs) identified based on genome data in different insects (up to March 2020)

物种 Species	IR 数目 Number of IRs	参考文献 References
蜚蠊目 Blattaria		
德国小蠊 *Blattella germanica*	897	Robertson *et al*., 2018a
美洲大蠊 *Periplaneta americana*	640	Li *et al*., 2018
湿木白蚁 *Zootermopsis nevadensis*	141	Harrison *et al*., 2018
纳塔尔大白蚁 *Macrotermes natalensis*	75	Harrison *et al*., 2018
Cryptotermes secundus	135	Harrison *et al*., 2018
直翅目 Orthoptera		
亚洲飞蝗 *Migratory locust*	32	Wang *et al*., 2015
半翅目 Hemiptera		
灰飞虱 *Laodelphax striatellus*	23	He *et al*., 2020
褐飞虱 *Nilaparvata lugens*	25	He *et al*., 2018
白背飞虱 *Sogatella furcifera*	16	He *et al*., 2018
大豆蚜 *Aphis glycines*	19	Robertson *et al*., 2019
豌豆蚜 *Acyrthosiphon pisum*	19	Robertson *et al*., 2019
棉蚜 *Aphis gossypii*	23	Quan *et al*., 2019
鞘翅目 Coleoptera		
花曲柳窄吉丁 *Agrilus planipennis*	31	Andersson *et al*., 2019
管纹艳虎天牛 *Rhaphuma horsfieldi*	20	Zhao *et al*., 2020
中欧山松大小蠹 *Dendroctonus ponderosae*	57	Andersson *et al*., 2019
双翅目 Diptera		
中华按蚊 *Anopheles sinensis*	49	Li *et al*., 2019
冈比亚按蚊 *Anopheles gambiae*	46	Croset *et al*., 2010
埃及伊蚊 *Aedes aegypti*	135	Matthews *et al*., 2018
致倦库蚊 *Culex quinquefasciatus*	69	Croset *et al*., 2010
小麦瘿蚊 *Mayetiola destructor*	39	Andersson *et al*., 2014
地中海实蝇 *Ceratitis capitata*	70	Papanicolaou *et al*., 2016
黑腹果蝇 *Drosophila melanogaster*	66	Benton *et al*., 2009; Croset *et al*., 2010
Glossina austeni	28	Macharia *et al*., 2016
Glossina brevipalpis	28	Macharia *et al*., 2016
Glossina fuscipes	31	Macharia *et al*., 2016
家蝇 *Musca domestica*	110	Scott *et al*., 2014
刺舌蝇 *Glossina morsitans*	30	Macharia *et al*., 2016
淡足舌蝇 *Glossina pallidipes*	30	Macharia *et al*., 2016
鳞翅目 Lepidoptera		
小菜蛾 *Plutella xylostella*	36	Liu *et al*., 2018
棉铃虫 *Helicoverpa armigera*	39	Liu *et al*., 2018
美洲棉铃虫 *Helicoverpa zea*	39	Liu *et al*., 2018
草地贪夜蛾 *Spodoptera frugiperda*	42/43	Gouin *et al*., 2017
斜纹夜蛾 *Spodoptera litura*	45	Zhu *et al*., 2018
蓓带夜蛾 *Mamestra configurata*	49	Liu *et al*., 2018
苹果蠹蛾 *Cydia pomonella*	39	Wan *et al*., 2019
猩红色灯蛾 *Callimorpha dominula*	47	Liu *et al*., 2018
七叶树潜叶蛾 *Cameraria ohridella*	31	Liu *et al*., 2018
家蚕 *Bombyx mori*	30	Liu *et al*., 2018

续表 1 Table 1 continued

物种 Species	IR 数目 Number of IRs	参考文献 References
Bombyx huttoni	30	Liu *et al*., 2018
印度谷螟 *Plodia interpunctella*	37	Jia *et al*., 2018
烟草天蛾 *Manduca sexta*	34	Liu *et al*., 2018
冬尺蠖蛾 *Operophtera brumata*	30	Liu *et al*., 2018
黑脉金斑蝶 *Danaus plexippus*	32	Liu *et al*., 2018
红带袖蝶 *Heliconius melpomene*	31	van Schooten *et al*., 2016
银纹红袖蝶 *Agraulis vanillae*	31	Liu *et al*., 2018
珠袖蝶 *Dryas iulia*	31	Liu *et al*., 2018
鹿眼蛱蝶 *Junonia coenia*	34	Liu *et al*., 2018
庆网蛱蝶 *Melitaea cinxia*	32	Liu *et al*., 2018
斑点木蝶 *Pararge aegeria*	30	Liu *et al*., 2018
偏瞳蔽眼蝶 *Bicyclus anynana*	31	Liu *et al*., 2018
Lerema accius	33	Liu *et al*., 2018
黄菲粉蝶 *Phoebis sennae*	26	Liu *et al*., 2018
菜粉蝶 *Pieris rapae*	32	Liu *et al*., 2018
俏灰蝶 *Calycopis cecrops*	32	Liu *et al*., 2018
虎纹凤蝶 *Papilio glaucus*	34	Liu *et al*., 2018
金凤蝶 *Papilio machaon*	32	Liu *et al*., 2018
玉带凤蝶 *Papilio polytes*	37	Liu *et al*., 2018
柑橘凤蝶 *Papilio xuthus*	33	Liu *et al*., 2018
膜翅目 Hymenoptera		
东方蜜蜂 *Apis cerana*	10	Park *et al*., 2015
西方蜜蜂 *Apis mellifera*	10	Croset *et al*., 2010
丽蝇蛹集金小蜂 *Nasonia vitripennis*	111	Harrison *et al*., 2018
麦茎蜂 *Cephus cinctus*	49	Robertson *et al*., 2018b
巨首芭切叶蚁 *Atta cephalotes*	18	Koch *et al*., 2013
佛罗里达弓背蚁 *Camponotus floridanus*	31	Zhou *et al*., 2012
跳镰猛蚁 *Harpegnathos saltator*	23	Zhou *et al*., 2012
阿根廷蚁 *Linepithema humile*	32	Smith CD *et al*., 2011
红胡须蚁 *Pogonomyrmex barbatus*	24	Smith CR *et al*., 2011

达，其中 *IR*1.1 和 *IR93a* 在雄虫触角中高表达，*IR75p.1* 和 *IR41a* 在雌虫触角中表达较高（Du *et al*., 2018b）。在疆夜蛾 *Peridroma saucia* 中，*IR75d* 和 *IR75q.2* 在雄虫触角中表达量较高，*IR2*，*IR60a* 和 *IR68a* 在雌虫触角中表达较高（Sun *et al*., 2020）。在东方粘虫 *Mythimna separata* 中，*IR93a* 在嗅觉和非嗅觉组织中都有表达，但大多数 IR 基因主要在触角中表达（Du *et al*., 2018a）。在小地老虎 *Agrotis ipsilon* 中，14 个 IR 基因主要在触角中表达，其中 *IR*12 为雄虫特异表达（Gu *et al*., 2014）。IR 基因不同的组织表达谱及性别差异，表明这些基因担负不同的生理功能。

4 昆虫 IR 的功能研究方法

昆虫 IR 的功能研究方法分为体外和体内两类。体外方法常用的有细胞系（人胚肾上皮细胞 HEK293 或昆虫 *Sf*9 细胞系）和爪蟾卵母细胞（*Xenopus* oocyte）表达系统；体内常采用果蝇空神经元（empty neuron system）系统、RNA 干扰和 CRISPR-Cas9 系统。

细胞系表达方法是通过将候选 IR 基因表达载体转染到细胞系，结合钙离子成像技术或膜片钳技术检测化合物刺激引起的细胞兴奋信号，从而获得 IR 的配体（Zhang *et al*., 2013）。爪蟾卵母细胞表达系统则是在非洲爪蟾卵母细胞中表达 IR 基因，通过双电极电压钳系统（two-electrode voltage clamp，TEVC）记录卵母细胞对不同化合物刺激的电生理反应，获得 IR 的配体（Ai *et al*., 2013；Shan *et al*., 2019）。体外研究方法相对简单，但偏离昆虫的活体生理环境，所得结果有时不能完全反映其真实情况。

体内研究技术中，果蝇空神经元系统是利用 GAL4/UAS 系统将外源候选 IR 基因特异性地表达在果蝇的空神经元中，再利用单感器记录（single-sensillum recording，SSR）技术测定转基因后神经元的电生理反应，确定 IR 的配体化合物（Abuin *et al*., 2011；Grosjean *et al*., 2011；Prieto-Godino *et al*., 2017；Rimal *et al*., 2019）。该系统应用于果蝇以外特别是双翅目以外昆虫的 IR 基因的研究时，同样存在偏离本种昆虫生理环境的缺点。RNA 干扰是将靶基因同源的双链 RNA 或者小分子 RNA 导入到细胞内，干扰目的基因 mRNA 的翻译使蛋白的表达量下降（Liu *et al*., 2010）。RNA 干扰操作简便，但该方法很难彻底沉默目的基因的表达，并且在鳞翅目等昆虫中的效果较差。CRISPR-Cas9 技术则是在 DNA 水平上对目的基因进行定点突变，从而彻底沉默目的基因的表达，所得结果更为明确和可靠，但步骤较为复杂，需要经过多代筛选来获得纯合的昆虫突变品系（Raji *et al*., 2019；Zhang *et al*., 2019）。

5　昆虫 IR 的功能

5.1　嗅觉功能

IR 可以特异性感受某些气味，如氨气、1,4-丁二胺、苯乙醛、丙醛和己醇等（Benton *et al*., 2009）。研究发现，氨和挥发性胺对果蝇的吸引作用由表达 IR92a 的神经元介导，沉默表达 IR92a 的神经元或 IR92a 基因降低了胺诱发的生理和行为反应（Min *et al*., 2013）。多胺（尤其是腐胺、精胺和亚精胺）为细胞生长和增殖等必需，对于生殖过程尤其重要。多胺的含量在果实收获后和发酵过程中显著增加，因此果蝇喜食熟透或发酵的果实，摄入多胺可以提高其产卵量和孵化率。IR41a 和 IR76b 共表达的神经元对于调控多胺类物质对果蝇的吸引作用必不可少（Hussain *et al*., 2016）。

酸类气味的感受对于昆虫选择取食和产卵场所至关重要。果蝇对酸类化合物的反应，在化合物低浓度时常表现为趋向，而高浓度时为忌避（Ai *et al*., 2010；Chen and Amrein, 2017）。果蝇的 4 种腔锥形感器（ac1 – ac4）均感受各种酸分子。在 ac1 中，IR31a 和 IR8a 共表达的神经元对 2-氧代戊酸有反应；在 ac2 中，IR75a 和 IR8a 共表达的神经元对乙酸有强烈反应；在 ac3 中，IR75b 和 IR75c 分别感知丁酸和丙酸，IR75b 的 LBD 结构中单一氨基酸（T523S）的差异导致其对己酸敏感；在 ac4 中，IR84a 和 IR8a 共表达的神经元对苯乙酸和苯乙醛有反应（Abuin *et al*., 2011；Silbering *et al*., 2011；Prieto-Godino *et al*., 2017）。此外，果蝇唇瓣苦味感受神经元中 IR7a 的缺失，显著降低果蝇对乙酸的反应，但对其他有机酸（乙醇酸、柠檬酸、乳酸和丙酸）无影响（Rimal *et al*., 2019）。

果蝇的求偶行为由 *fruitless*（*fru*）基因控制，翅中大多数表达 *IR52a* 的神经元都表达 *fru*。雄虫 *IR52a* 的缺失导致雌雄间交配延迟、交配成功率降低，推测 IR52a 具有感受雌虫和雄虫信息素的作用（He *et al*., 2019）。二氧化碳是昆虫寻找宿主、产卵场所和食物的重要线索，但果蝇只有在觅食状态时才被二氧化碳吸引，其中共受体 IR25a 为必需（van Breugel *et al*., 2018）。

除果蝇外，最近对其他昆虫的研究逐渐增多。糖醋液引诱是诱捕和监测粘虫等蛾类昆虫的常用方法，其中乙酸是关键成分。在东方粘虫 4 种乙酸敏感的感器（as1，as2，as3 和 as4）中，IR8a 总是与另外 3 个 IR（IR64a，IR75q.1 和 IR75q.2）中的一个共表达，推测 IR8a 作为共受体参与对乙酸的感受（Tang *et al*., 2020）。在烟草天蛾中，Zhang 等（2019）使用 CRISPR-Cas9 系统分别敲除 *Orco*，*IR8a* 和 *IR25a* 发现，IR8a$^{-/-}$ 雌蛾对同种幼虫粪便中的抑卵信息素（3-甲基戊酸和己酸）的反应降低，从而不再避开被幼虫取食过的叶片。雌蚊靠一系列信号（二氧化碳、体味、热量、水分和视觉信号等）来寻找人类宿主，Raji 等（2019）通过 CRISPR-Cas9 将埃及伊蚊的 *IR8a* 敲除后，蚊子不再被人体气味中的乳酸等酸性成分所吸引。

在天敌昆虫中红侧沟茧蜂中，Shan 等（2019）利用爪蟾卵母细胞表达系统测定发现，IR64a1/IR8a 对含 6 ~ 8 个碳原子的酸、醛、酯和醇等化合物有反应；IR64a2/IR8a 则对更长碳链的化合物敏感；此外，IR64a2/IR8a 还对棉铃虫的性信息素成分 *Z*9-14: Ald敏感，暗示其在识别寄主昆虫中的作用。

5.2　味觉功能

昆虫依靠味觉来识别多种多样的化合物，从而评估潜在的营养成分、毒素、产卵地点、配偶、病原体、猎物和捕食者。多项研究表明，IR 可以作为独立的 GR 起作用。食盐对动物有益，但过量则有害。Zhang 等（2013）发现了黑腹果蝇使用不同类型的味觉受体神经元（gustatory receptor neuron，GRN）对不同浓度的盐进行味觉编码，其中含有 IR76b 的 GRN 用于对低盐的检测，引起果蝇的嗜食。

氨基酸是重要的营养物质。Croset 等(2016)在果蝇中的研究发现,不同浓度的氨基酸对幼虫的作用不同:吸引、驱避或者不引起反应。IR76b 在果蝇幼虫的 GRN 中广泛表达,作为共受体参与这些氨基酸引起的行为反应。Ganguly 等(2017)研究发现,IR20a 和 IR76b 共表达可以引起神经元对氨基酸的反应,但却抑制 IR76b 对盐的反应。此外,IR56d,IR25a 和 IR76b 共表达参与对碳酸溶液和脂肪酸的反应(Sánchez-Alcañiz *et al*., 2018)。

此外,果蝇 IR56a 和味觉受体 GR66a 在一些苦味感觉神经元中共表达,GR5a 与 IR56b 和 IR56d 在一些糖感觉神经元中共表达。因此,某些神经元的味觉特性可能由 GR 和 IR 共同决定(Koh *et al*., 2014)。

5.3 听觉功能

在果蝇中,多个 IR 在触角的江氏器(Johnston's organ)中表达,其中缺失 *IR64a* 和 *IR94b* 的突变果蝇不影响江氏器的功能,而缺失 *IR75a* 的果蝇明显影响了江氏器敏感性,表明 IR 参与调节江氏器神经元的功能,进而参与听觉过程(Senthilan *et al*., 2012)。

5.4 温度感受

Chen 等(2015)研究发现,果蝇的共受体 IR25a 在感受温度的微小变化中起重要作用。在果蝇幼虫中,背部低温感觉细胞(dorsal organ cool cell, DOCC)是一组特殊的温度敏感神经元,可以感知每秒几千分之一度的微小温差,在避冷行为中起关键作用。研究发现,IR93a 与 IR21a 和 IR25a 的共表达介导了 DOCC 对寒冷的感知(Knecht *et al*., 2016; Ni *et al*., 2016)。Budelli 等(2019)还发现,果蝇成虫触角芒中的"降温感觉细胞"(cooling cell)也由 IR93a, IR21a 和 IR25a 所介导,沉默其中的任何一个 IR,均降低果蝇对高温(31℃)和低温(16℃)的避开。在冈比亚按蚊 *Anopheles gambiae* 中,IR21a 是寻找热源的关键受体(Greppi *et al*., 2020)。

5.5 湿度感受

环境湿度影响昆虫的适宜性和地理分布。在果蝇的感觉囊室中,有一组神经元包括干细胞(dry cell)和湿细胞(moist cell),它们分别对干燥和潮湿的空气敏感,从而共同感知外界环境的湿度变化。进一步研究发现,干细胞的功能需要 IR40a 和 2 个共受体(IR25a 和 IR93a)来介导(Enjin *et al*., 2016; Knecht *et al*., 2016),湿细胞则需要 IR68a 和 2 个共受体的参与(Knecht *et al*., 2017)。因此,果蝇的湿度感受是由依赖于 IR68a 的潮湿感受和依赖于 IR40a 的干燥感受联合完成的。

6 小结与展望

综上所述,IR 是一类新发现的昆虫感觉受体,借助于快速发展的组学技术和基因功能分析技术,已经在很多昆虫中鉴定到大量的 IR 基因并初步揭示了 IR 基因的多样性功能。今后应在以下几方面加强研究:首先,与气味受体(OR)和味觉受体(GR)相比,获得功能鉴定的离子型受体(IR)的数量较少且主要限于果蝇,其他昆虫尤其是重要农林害虫中 IR 的功能需要进一步探究。其次,IR 功能涉及嗅觉、味觉以及温湿度感受等,虽然已经鉴定了部分 IR 的功能,但具体的作用机制仍不清楚,需要加强研究。第三,参与多种分子感受的 IR 及其共受体已被证实,但同一 IR 介导两种或多种嗅觉(或味觉)分子的模式机制尚不清楚,对 IR 及其与共受体复合体三级结构的解析方面有待突破。第四,昆虫通过不同类型的受体(GR, IR 和 OR 等)来感觉化学刺激,需要明确单个神经元中不同类型受体间的调控机制。最后,在解析 IR 结构及功能的同时,应加强基于 IR 的活性化合物的筛选技术及转基因等新型行为调控技术,为害虫的可持续防治提供支撑。

参考文献 (References)

Abuin L, Bargeton B, Ulbrich MH, Isacoff EY, Kellenberger S, Benton R, 2011. Functional architecture of olfactory ionotropic glutamate receptors. *Neuron*, 69(1): 44-60.

Ai M, Blais S, Park JY, Min S, Neubert TA, Suh GSB, 2013. Ionotropic glutamate receptors IR64a and IR8a form a functional odorant receptor complex *in vivo* in *Drosophila*. *J. Neurosci*., 33(26): 10741-10749.

Ai M, Min S, Grosjean Y, Leblanc C, Bell R, Benton R, Suh GSB, 2010. Acid sensing by the *Drosophila* olfactory system. *Nature*, 468(7324): 691-695.

Andersson MN, Keeling CI, Mitchell RF, 2019. Genomic content of chemosensory genes correlates with host range in wood-boring beetles (*Dendroctonus ponderosae*, *Agrilus planipennis*, and *Anoplophora glabripennis*). *BMC Genomics*, 20(1): 690.

Andersson MN, Videvall E, Walden KKO, Harris MO, Robertson HM, Löfstedt C, 2014. Sex- and tissue-specific profiles of chemosensory gene expression in a herbivorous gall-inducing fly (Diptera: Cecidomyiidae). *BMC Genomics*, 15(1): 501.

Benton R, Vannice KS, Gomez-Diaz C, Vosshall LB, 2009. Variant ionotropic glutamate receptors as chemosensory receptors in *Drosophila*. *Cell*, 136(1): 149-162.

Budelli G, Ni L, Berciu C, van Giesen L, Knecht ZA, Chang EC,

Kaminski B, Silbering AF, Samuel A, Klein M, Benton R, Nicastro D, Garrity PA, 2019. Ionotropic receptors specify the morphogenesis of phasic sensors controlling rapid thermal preference in *Drosophila*. *Neuron*, 101(4): 738-747.

Chen C, Buhl E, Xu M, Croset V, Stanewsky R, 2015. *Drosophila* ionotropic receptor 25a mediates circadian clock resetting by temperature. *Nature*, 527(7579): 516-520.

Chen Y, Amrein H, 2017. Ionotropic receptors mediate *Drosophila* oviposition preference through sour gustatory receptor neurons. *Curr. Biol.*, 27(18): 2741-2750.

Chipman AD, Ferrier DE, Brena C, Qu J, Hughes DS, Schröder R, Torres-Oliva M, Znassi N, Jiang H, Almeida FC, Alonso CR, Apostolou Z, Aqrawi P, Arthur W, Barna JC, Blankenburg KP, Brites D, Capella-Gutiérrez S, Coyle M, Dearden PK, Du Pasquier L, Duncan EJ, Ebert D, Eibner C, Erikson G, Evans PD, Extavour CG, Francisco L, Gabaldón T, Gillis WJ, Goodwin-Horn EA, Green JE, Griffiths-Jones S, Grimmelikhuijzen CJ, Gubbala S, Guigó R, Han Y, Hauser F, Havlak P, Hayden L, Helbing S, Holder M, Hui JH, Hunn JP, Hunnekuhl VS, Jackson L, Javaid M, Jhangiani SN, Jiggins FM, Jones TE, Kaiser TS, Kalra D, Kenny NJ, Korchina V, Kovar CL, Kraus FB, Lapraz F, Lee SL, Lv J, Mandapat C, Manning G, Mariotti M, Mata R, Mathew T, Neumann T, Newsham I, Ngo DN, Ninova M, Okwuonu G, Ongeri F, Palmer WJ, Patil S, Patraquim P, Pham C, Pu LL, Putman NH, Rabouille C, Ramos OM, Rhodes AC, Robertson HE, Robertson HM, Ronshaugen M, Rozas J, Saada N, Sánchez-Gracia A, Scherer SE, Schurko AM, Siggens KW, Simmons D, Stief A, Stolle E, Telford MJ, Tessmar-Raible K, Thornton R, van der Zee M, von Haeseler A, Williams JM, Willis JH, Wu Y, Zou X, Lawson D, Muzny DM, Worley KC, Gibbs RA, Akam M, Richards S, 2014. The first myriapod genome sequence reveals conservative arthropod gene content and genome organisation in the centipede *Strigamia maritima*. *PLoS Biol.*, 12(11): e1002005.

Croset V, Rytz R, Cummins SF, Budd A, Brawand D, Kaessmann H, Gibson TJ, Benton R, 2010. Ancient protostome origin of chemosensory ionotropic glutamate receptors and the evolution of insect taste and olfaction. *PLoS Genet.*, 6(8): e1001064.

Croset V, Schleyer M, Arguello JR, Gerber B, Benton R, 2016. A molecular and neuronal basis for amino acid sensing in the *Drosophila* larva. *Sci. Rep.*, 6(1): 34871.

Du L, Zhao X, Liang X, Gao X, Liu Y, Wang G, 2018a. Identification of candidate chemosensory genes in *Mythimna separata* by transcriptomic analysis. *BMC Genomics*, 19(1): 518.

Du LX, Liu Y, Zhang J, Gao XW, Wang B, Wang GR, 2018b. Identification and characterization of chemosensory genes in the antennal transcriptome of *Spodoptera exigua*. *Comp. Biochem. Physiol. Part D Genom. Proteom.*, 27: 54-65.

Enjin A, Zaharieva EE, Frank DD, Mansourian S, Suh GS, Gallio M, Stensmyr MC, 2016. Humidity sensing in *Drosophila*. *Curr. Biol.*, 26(10): 1352-1358.

Eyun SI, Soh HY, Posavi M, Munro JB, Hughes DST, Murali SC, Qu J, Dugan S, Lee SL, Chao H, Dinh H, Han Y, Doddapaneni H, Worley KC, Muzny DM, Park EO, Silva JC, Gibbs RA, Richards S, Lee CE, 2017. Evolutionary history of chemosensory-related gene families across the arthropoda. *Mol. Biol. Evol.*, 34(8): 1838-1862.

Ganguly A, Pang L, Duong VK, Lee A, Schoniger H, Varady E, Dahanukar A, 2017. A molecular and cellular context-dependent role for Ir76b in detection of amino acid taste. *Cell Rep.*, 18(3): 737-750.

Gouin A, Bretaudeau A, Nam K, Gimenez S, Aury J-M, Duvic B, Hilliou F, Durand N, Montagné N, Darboux I, Kuwar S, Chertemps T, Siaussat D, Bretschneider A, Moné Y, Ahn S-J, Hänniger S, Grenet ASG, Neunemann D, Maumus F, Luyten I, Labadie K, Xu W, Koutroumpa F, Escoubas JM, Llopis A, Maïbèche-Coisne M, Salasc F, Tomar A, Anderson AR, Khan SA, Dumas P, Orsucci M, Guy J, Belser C, Alberti A, Noel B, Couloux A, Mercier J, Nidelet S, Dubois E, Liu NY, Boulogne I, Mirabeau O, Le Goff G, Gordon K, Oakeshott J, Consoli FL, Volkoff AN, Fescemyer HW, Marden JH, Luthe DS, Herrero S, Heckel DG, Wincker P, Kergoat GJ, Amselem J, Quesneville H, Groot AT, Jacquin-Joly E, Nègre N, Lemaitre C, Legeai F, d'Alençon E, Fournier P, 2017. Two genomes of highly polyphagous lepidopteran pests (*Spodoptera frugiperda*, Noctuidae) with different host-plant ranges. *Sci. Rep.*, 7(1): 11816.

Greppi C, Laursen WJ, Budelli G, Chang EC, Daniels AM, van Giesen L, Smidler AL, Catteruccia F, Garrity PA, 2020. Mosquito heat seeking is driven by an ancestral cooling receptor. *Science*, 367(6478): 681-684.

Grosjean Y, Rytz R, Farine JP, Abuin L, Cortot J, Jefferis GSXE, Benton R, 2011. An olfactory receptor for food-derived odours promotes male courtship in *Drosophila*. *Nature*, 478(7368): 236-240.

Gu SH, Sun L, Yang RN, Wu KM, Guo YY, Li XC, Zhou JJ, Zhang YJ, 2014. Molecular characterization and differential expression of olfactory genes in the antennae of the black cutworm moth *Agrotis ipsilon*. *PLoS ONE*, 9(8): e103420.

Hansson BS, Stensmyr MC, 2011. Evolution of insect olfaction. *Neuron*, 72(5): 698-711.

Harrison MC, Jongepier E, Robertson HM, Arning N, Bitard-Feildel T, Chao H, Childers CP, Dinh H, Doddapaneni H, Dugan S, Gowin J, Greiner C, Han Y, Hu H, Hughes DST, Huylmans A-K, Kemena C, Kremer LPM, Lee SL, Lopez-Ezquerra A, Mallet L, Monroy-Kuhn JM, Moser A, Murali SC, Muzny DM, Otani S, Piulachs M-D, Poelchau M, Qu J, Schaub F, Wada-Katsumata A, Worley KC, Xie Q, Ylla G, Poulsen M, Gibbs RA, Schal C, Richards S, Belles X, Korb J, Bornberg-Bauer E, 2018. Hemimetabolous genomes reveal molecular basis of termite eusociality. *Nat. Ecol. Evol.*, 2(3): 557-566.

He P, Engsontia P, Chen GL, Yin Q, Wang J, Lu X, Zhang YN, Li ZQ, He M, 2018. Molecular characterization and evolution of a chemosensory receptor gene family in three notorious rice planthoppers, *Nilaparvata lugens*, *Sogatella furcifera* and *Laodelphax striatellus*, based on genome and transcriptome analyses.

Pest Manag. Sci., 74(9): 2156–2167.

He P, Wang MM, Wang H, Ma YF, Yang S, Li SB, Li XG, Li S, Zhang F, Wang Q, Ran HN, Yang GQ, Dewer Y, He M, 2020. Genome-wide identification of chemosensory receptor genes in the small brown planthopper, *Laodelphax striatellus*. *Genomics*, 112(2): 2034–2040.

He Z, Luo Y, Shang X, Sun JS, Carlson JR, 2019. Chemosensory sensilla of the *Drosophila* wing express a candidate ionotropic pheromone receptor. *PLoS Biol.*, 17(5): e2006619.

Hussain A, Zhang M, Üçpunar HK, Svensson T, Quillery E, Gompel N, Ignell R, Kadow ICG, 2016. Ionotropic chemosensory receptors mediate the taste and smell of polyamines. *PLoS Biol.*, 14(5): e1002454.

Jia X, Zhang X, Liu H, Wang R, Zhang T, 2018. Identification of chemosensory genes from the antennal transcriptome of Indian meal moth *Plodia interpunctella*. *PLoS ONE*, 13(1): e0189889.

Knecht ZA, Silbering AF, Cruz J, Yang L, Croset V, Benton R, Garrity PA, 2017. Ionotropic receptor-dependent moist and dry cells control hygrosensation in *Drosophila*. *eLife*, 6: e26654.

Knecht ZA, Silbering AF, Ni L, Klein M, Budelli G, Bell R, Abuin L, Ferrer AJ, Samuel AD, Benton R, Garrity PA, 2016. Distinct combinations of variant ionotropic glutamate receptors mediate thermosensation and hygrosensation in *Drosophila*. *eLife*, 5: e17879.

Koch SI, Groh-Lunow KC, Vogel H, Hansson BS, Kleineidam CJ, Grosse-Wilde E, 2013. Caste-specific expression patterns of immune response and chemosensory related genes in the leaf-cutting ant, *Atta vollenweideri*. *PLoS ONE*, 8(11): e81518.

Koh TW, He Z, Gorur-Shandilya S, Menuz K, Larter NK, Stewart S, Carlson JR, 2014. The *Drosophila* IR20a clade of ionotropic receptors are candidate taste and pheromone receptors. *Neuron*, 83(4): 850–865.

Li J, Chen Q, Man Y, Pei D, Wu W, 2019. Variant ionotropic receptors are expressed in the antennae of *Anopheles sinensis* (Diptera: Culicidae). *Biochem. Genet.*, 57(4): 571–582.

Li S, Zhu S, Jia Q, Yuan D, Ren C, Li K, Liu S, Cui Y, Zhao H, Cao Y, Fang G, Li D, Zhao X, Zhang J, Yue Q, Fan Y, Yu X, Feng Q, Zhan S, 2018. The genomic and functional landscapes of developmental plasticity in the American cockroach. *Nat. Commun.*, 9(1): 1008.

Liu C, Pitts RJ, Bohbot JD, Jones PL, Wang G, Zwiebel LJ, 2010. Distinct olfactory signaling mechanisms in the malaria vector mosquito *Anopheles gambiae*. *PLoS Biol.*, 8(8): e1000467.

Liu NY, Xu W, Dong SL, Zhu JY, Xu YX, Anderson A, 2018. Genome-wide analysis of ionotropic receptor gene repertoire in Lepidoptera with an emphasis on its functions of *Helicoverpa armigera*. *Insect Biochem. Mol. Biol.*, 99: 37–53.

Macharia R, Mireji P, Murungi E, Murilla G, Christoffels A, Aksoy S, Masiga D, Acosta-Serrano A, 2016. Genome-wide comparative analysis of chemosensory gene families in five tsetse fly species. *PLoS Negl. Trop. Dis.*, 10(2): e0004421.

Matthews BJ, Dudchenko O, Kingan SB, Koren S, Antoshechkin I, Crawford JE, Glassford WJ, Herre M, Redmond SN, Rose NH, Weedall GD, Wu Y, Batra SS, Brito-Sierra CA, Buckingham SD, Campbell CL, Chan S, Cox E, Evans BR, Fansiri T, Filipović I, Fontaine A, Gloria-Soria A, Hall R, Joardar VS, Jones AK, Kay RGG, Kodali VK, Lee J, Lycett GJ, Mitchell SN, Muehling J, Murphy MR, Omer AD, Partridge FA, Peluso P, Aiden AP, Ramasamy V, Rašić G, Roy S, Saavedra-Rodriguez K, Sharan S, Sharma A, Smith ML, Turner J, Weakley AM, Zhao Z, Akbari OS, Black WC, Cao H, Darby AC, Hill CA, Johnston JS, Murphy TD, Raikhel AS, Sattelle DB, Sharakhov IV, White BJ, Zhao L, Aiden EL, Mann RS, Lambrechts L, Powell JR, Sharakhova MV, Tu Z, Robertson HM, McBride CS, Hastie AR, Korlach J, Neafsey DE, Phillippy AM, Vosshall LB, 2018. Improved reference genome of *Aedes aegypti* informs arbovirus vector control. *Nature*, 563(7732): 501–507.

Min S, Ai M, Shin SA, Suh GSB, 2013. Dedicated olfactory neurons mediating attraction behavior to ammonia and amines in *Drosophila*. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 110(14): E1321–E1329.

Ni L, Klein M, Svec KV, Budelli G, Chang EC, Ferrer AJ, Benton R, Samuel AD, Garrity PA, 2016. The ionotropic receptors IR21a and IR25a mediate cool sensing in *Drosophila*. *eLife*, 5: e13254.

Papanicolaou A, Schetelig MF, Arensburger P, Atkinson PW, Benoit JB, Bourtzis K, Castañera P, Cavanaugh JP, Chao H, Childers C, Curril I, Dinh H, Doddapaneni H, Dolan A, Dugan S, Friedrich M, Gasperi G, Geib S, Georgakilas G, Gibbs RA, Giers SD, Gomulski LM, González-Guzmán M, Guillem-Amat A, Han Y, Hatzigeorgiou AG, Hernández-Crespo P, Hughes DST, Jones JW, Karagkouni D, Koskinioti P, Lee SL, Malacrida AR, Manni M, Mathiopoulos K, Meccariello A, Munoz-Torres M, Murali SC, Murphy TD, Muzny DM, Oberhofer G, Ortego F, Paraskevopoulou MD, Poelchau M, Qu J, Reczko M, Robertson HM, Rosendale AJ, Rosselot AE, Saccone G, Salvemini M, Savini G, Schreiner P, Scolari F, Siciliano P, Sim SB, Tsiamis G, Ureña E, Vlachos IS, Werren JH, Wimmer EA, Worley KC, Zacharopoulou A, Richards S, Handler AM, 2016. The whole genome sequence of the Mediterranean fruit fly, *Ceratitis capitata* (Wiedemann), reveals insights into the biology and adaptive evolution of a highly invasive pest species. *Genome Biol.*, 17(1): 192.

Park D, Jung JW, Choi BS, Jayakodi M, Lee J, Lim J, Yu Y, Choi YS, Lee ML, Park Y, Choi IY, Yang TJ, Edwards OR, Nah G, Kwon HW, 2015. Uncovering the novel characteristics of Asian honey bee, *Apis cerana*, by whole genome sequencing. *BMC Genomics*, 16(1): 1.

Prieto-Godino LL, Rytz R, Cruchet S, Bargeton B, Abuin L, Silbering AF, Ruta V, Dal Peraro M, Benton R, 2017. Evolution of acid-sensing olfactory circuits in *Drosophilids*. *Neuron*, 93(3): 661–676.

Quan Q, Hu X, Pan B, Zeng B, Wu N, Fang G, Cao Y, Chen X, Li X, Huang Y, Zhan S, 2019. Draft genome of the cotton aphid *Aphis gossypii*. *Insect Biochem. Mol. Biol.*, 105: 25–32.

Raji JI, Melo N, Castillo JS, Gonzalez S, Saldana V, Stensmyr MC, DeGennaro M, 2019. *Aedes aegypti* mosquitoes detect acidic

volatiles found in human odor using the IR8a pathway. *Curr. Biol.*, 29(8): 1253 – 1262.

Rimal S, Sang J, Poudel S, Thakur D, Montell C, Lee Y, 2019. Mechanism of acetic acid gustatory repulsion in *Drosophila*. *Cell Rep.*, 26(6): 1432 – 1442.

Robertson HM, Baits RL, Walden KKO, Wada-Katsumata A, Schal C, 2018a. Enormous expansion of the chemosensory gene repertoire in the omnivorous German cockroach *Blattella germanica*. *J. Exp. Zool. B Mol. Devel. Evol.*, 330(5): 265 – 278.

Robertson HM, Robertson ECN, Walden KKO, Enders LS, Miller NJ, 2019. The chemoreceptors and odorant binding proteins of the soybean and pea aphids. *Insect Biochem. Mol. Biol.*, 105: 69 – 78.

Robertson HM, Waterhouse RM, Walden KKO, Ruzzante L, Reijnders MJMF, Coates BS, Legeai F, Gress JC, Biyiklioglu S, Weaver DK, Wanner KW, Budak H, 2018b. Genome sequence of the wheat stem sawfly, *Cephus cinctus*, representing an early-branching lineage of the Hymenoptera, illuminates evolution of Hymenopteran chemoreceptors. *Genome Biol. Evol.*, 10(11): 2997 – 3011.

Rytz R, Croset V, Benton R, 2013. Ionotropic receptors (IRs): chemosensory ionotropic glutamate receptors in *Drosophila* and beyond. *Insect Biochem. Mol. Biol.*, 43(9): 888 – 897.

Sánchez-Alcañiz JA, Silbering AF, Croset V, Zappia G, Sivasubramaniam AK, Abuin L, Sahai SY, Münch D, Steck K, Auer TO, Cruchet S, Neagu-Maier GL, Sprecher SG, Ribeiro C, Yapici N, Benton R, 2018. An expression atlas of variant ionotropic glutamate receptors identifies a molecular basis of carbonation sensing. *Nat. Commun.*, 9(1): 4252.

Scott JG, Warren WC, Beukeboom LW, Bopp D, Clark AG, Giers SD, Hediger M, Jones AK, Kasai S, Leichter CA, Li M, Meisel RP, Minx P, Murphy TD, Nelson DR, Reid WR, Rinkevich FD, Robertson HM, Sackton TB, Sattelle DB, Thibaud-Nissen F, Tomlinson C, van de Zande L, Walden KKO, Wilson RK, Liu N, 2014. Genome of the house fly, *Musca domestica* L., a global vector of diseases with adaptations to a septic environment. *Genome Biol.*, 15(10): 466.

Senthilan PR, Piepenbrock D, Ovezmyradov G, Nadrowski B, Bechstedt S, Pauls S, Winkler M, Möbius W, Howard J, Göpfert MC, 2012. *Drosophila* auditory organ genes and genetic hearing defects. *Cell*, 150(5): 1042 – 1054.

Shan S, Wang SN, Song X, Khashaveh A, Lu ZY, Dhiloo KH, Li RJ, Gao XW, Zhang YJ, 2019. Antennal ionotropic receptors IR64a1 and IR64a2 of the parasitoid wasp *Microplitis mediator* (Hymenoptera: Braconidae) collaboratively perceive habitat and host cues. *Insect Biochem. Mol. Biol.*, 114: 103204.

Silbering AF, Rytz R, Grosjean Y, Abuin L, Ramdya P, Jefferis GSXE, Benton R, 2011. Complementary function and integrated wiring of the evolutionarily distinct *Drosophila* olfactory subsystems. *J. Neurosci.*, 31(38): 13357 – 13375.

Smith CD, Zimin A, Holt C, Abouheif E, Benton R, Cash E, Croset V, Currie CR, Elhaik E, Elsik CG, Fave MJ, Fernandes V, Gadau J, Gibson JD, Graur D, Grubbs KJ, Hagen DE, Helmkampf M, Holley JA, Hu H, Viniegra ASI, Johnson BR, Johnson RM, Khila A, Kim JW, Laird J, Mathis KA, Moeller JA, Muñoz-Torres MC, Murphy MC, Nakamura R, Nigam S, Overson RP, Placek JE, Rajakumar R, Reese JT, Robertson HM, Smith CR, Suarez AV, Suen G, Suhr EL, Tao S, Torres CW, van Wilgenburg E, Viljakainen L, Walden KKO, Wild AL, Yandell M, Yorke JA, Tsutsui ND, 2011. Draft genome of the globally widespread and invasive Argentine ant (*Linepithema humile*). *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 108(14): 5673 – 5678.

Smith CR, Smith CD, Robertson HM, Helmkampf M, Zimin A, Yandell M, Holt C, Hu H, Abouheif E, Benton R, Cash E, Croset V, Currie CR, Elhaik E, Elsik CG, Favé MJ, Fernandes V, Gibson JD, Graur D, Gronenberg W, Grubbs KJ, Hagen DE, Viniegra ASI, Johnson BR, Johnson RM, Khila A, Kim JW, Mathis KA, Munoz-Torres MC, Murphy MC, Mustard JA, Nakamura R, Niehuis O, Nigam S, Overson RP, Placek JE, Rajakumar R, Reese JT, Suen G, Tao S, Torres CW, Tsutsui ND, Viljakainen L, Wolschin F, Gadau J, 2011. Draft genome of the red harvester ant *Pogonomyrmex barbatus*. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 108(14): 5667 – 5672.

Sun YL, Dong JF, Gu N, Wang SL, 2020. Identification of candidate chemosensory receptors in the antennae of the variegated cutworm, *Peridroma saucia* Hübner, based on a transcriptome analysis. *Front. Physiol.*, 11: 39.

Tang R, Jiang NJ, Ning C, Li GC, Huang LQ, Wang CZ, 2020. The olfactory reception of acetic acid and ionotropic receptors in the Oriental armyworm, *Mythimna separata* Walker. *Insect Biochem. Mol. Biol.*, 118: 103312.

van Breugel F, Huda A, Dickinson MH, 2018. Distinct activity-gated pathways mediate attraction and aversion to CO_2 in *Drosophila*. *Nature*, 564(7736): 420 – 424.

van Schooten B, Jiggins CD, Briscoe AD, Papa R, 2016. Genome-wide analysis of ionotropic receptors provides insight into their evolution in *Heliconius* butterflies. *BMC Genomics*, 17(1): 254.

Vizueta J, Fríaslópez C, Macías-Hernández N, Arnedo MA, Sánchez-Gracia A, Rozas J, 2017. Evolution of chemosensory gene families in arthropods: insight from the first inclusive comparative transcriptome analysis across spider appendages. *Genome Biol. Evol.*, 9(1): 178 – 196.

Wan F, Yin C, Tang R, Chen M, Wu Q, Huang C, Qian W, Rota-Stabelli O, Yang N, Wang S, Wang G, Zhang G, Guo J, Gu L, Chen L, Xing L, Xi Y, Liu F, Lin K, Guo M, Liu W, He K, Tian R, Jacquin-Joly E, Franck P, Siegwart M, Ometto L, Anfora G, Blaxter M, Meslin C, Nguyen P, Dalíková M, Marec F, Olivares J, Maugin S, Shen J, Liu J, Guo J, Luo J, Liu B, Fan W, Feng L, Zhao X, Peng X, Wang K, Liu L, Zhan H, Liu W, Shi G, Jiang C, Jin J, Xian X, Lu S, Ye M, Li M, Yang M, Xiong R, Walters JR, Li F, 2019. A chromosome-level genome assembly of *Cydia pomonella* provides insights into chemical ecology and insecticide resistance. *Nat. Commun.*, 10(1): 4237.

Wang SN, Peng Y, Lu ZY, Dhiloo KH, Zheng Y, Shan S, Li RJ, Zhang YJ, Guo YY, 2016. Cloning and expression profile of ionotropic receptors in the parasitoid wasp *Microplitis mediator*

(Hymenoptera: Braconidae). *J. Insect Physiol.*, 90: 27-35.

Wang Z, Yang P, Chen D, Jiang F, Li Y, Wang X, Kang L, 2015. Identification and functional analysis of olfactory receptor family reveal unusual characteristics of the olfactory system in the migratory locust. *Cell. Mol. Life Sci.*, 72(22): 4429-4443.

Yao CA, Ignell R, Carlson JR, 2005. Chemosensory coding by neurons in the coeloconic sensilla of the *Drosophila* antenna. *J. Neurosci.*, 25(37): 8359-8367.

Zhang J, Bisch-Knaden S, Fandino RA, Yan S, Obiero GF, Grosse-Wilde E, Hansson BS, Knaden M, 2019. The olfactory coreceptor IR8a governs larval feces-mediated competition avoidance in a hawkmoth. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 116(43): 21828-21833.

Zhang XX, 2018. Cloning, Localization and Functional Identification of Ionotropic Receptors from *Helicoverpa armigera*. MSc Thesis, Chinese Academy of Agricultural Sciences, Beijing. [张夏瑄, 2018. 棉铃虫离子型受体的基因克隆、表达定位及功能研究. 北京: 中国农业科学院硕士学位论文]

Zhang YV, Ni J, Montell C, 2013. The molecular basis for attractive salt-taste coding in *Drosophila*. *Science*, 340(6138): 1334-1338.

Zhao YJ, Li GC, Zhu JY, Liu NY, 2020. Genome-based analysis reveals a novel SNMP group of the Coleoptera and chemosensory receptors in *Rhaphuma horsfieldi*. *Genomics*, 112(4): 2713-2728.

Zhou X, Slone JD, Rokas A, Berger SL, Liebig J, Ray A, Reinberg D, Zwiebel LJ, 2012. Phylogenetic and transcriptomic analysis of chemosensory receptors in a pair of divergent ant species reveals sex-specific signatures of odor coding. *PLoS Genetics*, 8(8): e1002930.

Zhou YT, Li L, Zhou XR, Tan Y, Pang BP, 2019. Identification and expression profiling of candidate chemosensory membrane proteins in the band-winged grasshopper, *Oedaleus asiaticus*. *Comp. Biochem. Physiol. Part D Genom. Proteom.*, 30: 33-44.

Zhu JY, Xu ZW, Zhang XM, Liu NY, 2018. Genome-based identification and analysis of ionotropic receptors in *Spodoptera litura*. *Sci. Nat.*, 105(5-6): 38.

(责任编辑: 马丽萍)